

УДК 595.121 : 59.465

**ТОНКАЯ МОРФОЛОГИЯ СУМКИ ЦИРРУСА И ВАГИНЫ
У ПРОГЕНЕТИЧЕСКОГО ВИДА *DIPLOCOTYLE OLRIKII*
(CESTODA: SPATHEBOTHRIDEA)**

© Л. Г. Поддубная

Институт биологии внутренних вод РАН
Ярославская обл., пос. Борок, 152742
poddubny@ibiw.yaroslavl.ru
Поступила 23.08.2006

Изучена ультраструктура сумки цирруса и вагины прогенетической и моноксенной спатеботриидной цестоды *Diplocotyle olrikii*. Показано, что стенка сумки цирруса сформирована 5 неплотно прилегающими мышечными слоями. Стенка семяизвергательного канала с ядрами и несет ламеллы. Она подостлана 3 мышечными слоями и пронизана протоками предстательных желез, цитоны которых локализованы вокруг сумки цирруса. Описана морфология предстательных гранул с электронно-плотной сердцевинкой, окруженной матриксом меньшей плотности. Стенка цирруса имеет ядра как в толще эпителиальной цитоплазмы, так и погруженные цитоны, покрыта конусовидного типа микротрихиями и подостлана 10 плотноупакованными мышечными слоями. Безъядерный эпителий стенки вагины имеет многочисленные погруженные цитоны, покрыт микротрихиями филаментозного типа на дистальном отрезке вагинальной трубки и микротрихиями конусовидного типа на среднем и проксимальном отрезках. Эпителиальная цитоплазма цирруса и вагины изобилует везикулярным материалом. Дается сравнительный анализ строения сумки цирруса и вагины как моноксенного и диксенного видов спатеботриидных цестод, так и одноименных структур у монозоичных и полизоичных ленточных червей. Обсуждаются выявленные особенности тонкой морфологии сумки цирруса и вагины спатеботриидных цестод.

Полизоичные, но несегментированные представители малочисленного таксона Spathebothriidea, паразитирующие в древних рыбах (Acipenseridae, Salmonidae) и демонстрирующие тенденцию к прогенетическому развитию, вплоть до становления моноксенного жизненного цикла, являются объектом дискуссий, касающихся вопросов их филогении, эволюции и таксономии. Спатеботриидные цестоды рассматриваются либо как семейство или подотряд в отряде Pseudophyllidea (Дубинина, 1987; Протасова, Ройтман, 1995), либо как самостоятельный отряд Spathebothriidea (Wardle, McLeod, 1952; Gibson, 1994). Некоторые исследователи предлагают отряд Spathebothriidea разделить на 2 самостоятельных отряда (Гуляев, 2002). Одни авторы признают анцестральную позицию этих цестод и помещают их в основании филогенетического древа Eucestoda (Olson, Caira, 1999; Kodedová et al., 2000), другие анцестральными признают кариофиллидных, а затем уже спа-

теботриидных цестод (Ehlers, 1985; Mariaux, 1998; Littlewood et al., 2001; Olson et al., 2001). Высказывается предположение о независимом происхождении Caryophyllidea и Spathebothriidea от общего псевдофиллидного предка (Протасова, Ройтман, 1995; Mackiewicz, 2003). Большая часть имеющейся информации по морфологии спатеботриидных цестод базировалась на данных световой микроскопии. Для решения спорных вопросов эволюции, филогении и уточнения таксономического статуса данных цестод нами начато ультраструктурное исследование органов и протоков половой системы у спатеботриидных видов с моноксенным и диоксенным жизненными циклами (Poddubnaya et al., 2005a—d; Bruňanaská et al., 2005) с последующим сравнительно-морфологическим анализом полученных данных и сопоставлением их с данными по монозоичным и полизоичным Eucestoda.

Предпринятое ультраструктурное исследование сумки цирруса и вагины у прогенетического вида *Diplocotyle olrikii* является продолжением начатого комплексного исследования тонкой морфологии половых протоков спатеботриидных цестод.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Половозрелые прогенетические цестоды *Diplocotyle olrikii* были извлечены из полости тела гаммарид *Gammarus oceanicus*, собранных на литорали Кандалакшского залива Белого моря. Для электронно-микроскопического изучения паразитов фиксировали 3%-ным глутаровым альдегидом на какодилатном буфере при pH 7.2 в течение 5 сут. Постфиксацию проводили 1%-ным тетроксидом осмия в течение 1 ч. Материал дегидратировали в спиртах и ацетоне и заливали в аралдито-эпоновую комбинацию эпоксидных смол. Ультратонкие срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца по Рейнольдсу и просматривали на трансмиссионном электронном микроскопе JEM-100C при 80 кВ. Идентификацию отделов половой системы проводили на полутонких срезах, окрашенных метиленовым синим. Подсчет микротрихий на единицу площади производили по методике Грэбера и Шторха (Graeber, Storch, 1979).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Вагинальная трубка

Вагинальная трубка морфологически неоднородна; можно выделить 3 ее отдела, отличающиеся характером апикальной поверхности, вариациями в толщине эпителиальной стенки, количеством мышечных слоев, подстилающих вагинальный эпителий. Стенка вагины на всем ее протяжении образована безъядерным синцитиальным цитоплазматическим слоем, соединенным с погруженными эпителиальными цитонами цитоплазматическими отростками. Внутренняя поверхность вагинальной трубки на всем протяжении покрыта микротрихиями.

Короткий дистальный отрезок вагины, расположенный непосредственно за вагинальным отверстием, имеет толщину эпителиальной стенки около 2.5 мкм и покрыт бордюром микротрихий филаментозного типа (рис. 1, А, см. вкл.). Длина базальной части микротрихий составляет в среднем 1 мкм, а апикальной — 0.6 мкм. Согласно нашим подсчетам, на 1 мкм² локализовано около 50 микротрихий. Доминирующими органоидами эпителиальной

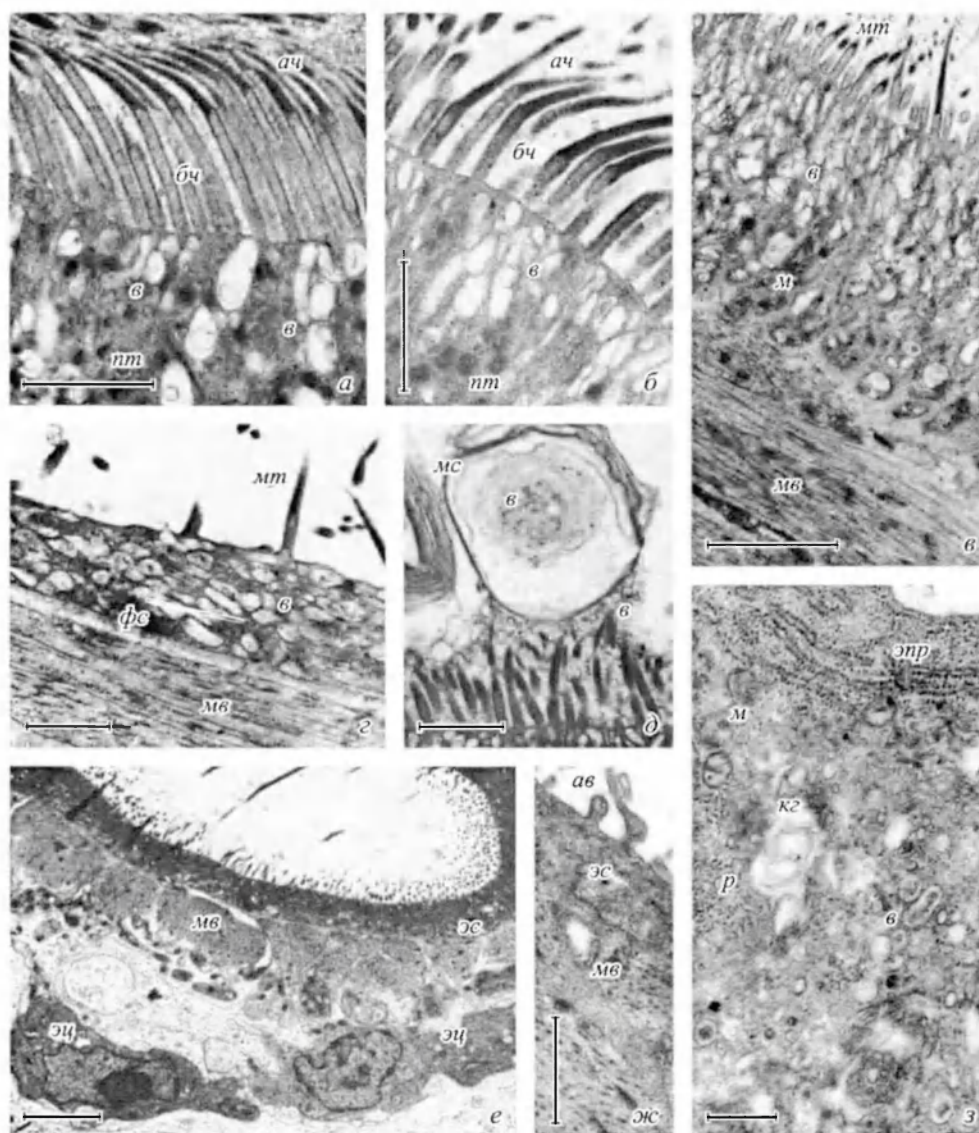


Рис. 1. Строение вагинальной трубки *Diplocotyle olrikii*.

А — филаментозные микротрихии дистального отрезка вагины, *Б* — конусовидные микротрихии среднего отрезка вагины, *В* — эпителиальная стенка с мышечными волокнами среднего отрезка вагины, *Г* — проксимальный отрезок вагины, *Д* — полость вагины с везикулами и мембранными структурами, *Е* — фрагмент среднего отрезка вагины с подстилающими мышечными волокнами и погруженными цитонами, *Ж* — терминальная часть вагины с апикальными выростами, *З* — органоиды перинуклеарной цитоплазмы погруженных цитонов вагины, *а*с — апикальная часть микротрихий, *б*с — базальная часть микротрихий, *в* — везикулы, *к*с — комплекс Гольджи, *м* — митохондрии, *м*с — мышечные волокна, *м*с — мембранные структуры, *мт* — микротрихии, *пт* — плотные тельца, *р* — рибосомы, *ф*с — фибриллярный слой, *эп* — эндоплазматический ретикулум, *эс* — эпителиальная стенка, *эц* — эпителиальные цитоны. Масштабные линейки, мкм: *А, Б, Г, Д, Ж* — 0.5; *В* — 1; *Е* — 2; *З* — 0.2.

Fig. 1. Fine structure of vagina of *Diplocotyle olrikii*.

цитоплазмы являются электронно-светлые крупные везикулы, в меньшем количестве можно обнаружить электронно-плотные округлые тельца, а в базальной части эпителиальной стенки между многочисленными и глубокими инвагинациями базальной мембраны расположены митохондрии. Везикулы заполняют весь объем синцитиальной цитоплазмы, а ближе к поверхности они ориентированы перпендикулярно к поверхностной мембране. Иногда можно наблюдать слияние везикулярной и поверхностной мембран. Эпителиальный слой дистального отрезка вагины подстилает тонкая фибриллярная базальная пластинка и 4 слоя мышечных волокон.

Микротрихии конусовидного типа с более короткой базальной (0.5 мкм) и удлиненной апикальной (1.2 мкм) частями расположены на среднем отрезке вагинальной трубки (рис. 1, Б, В). Их плотность на 1 мкм² составляет 30. Синцитиальная эпителиальная цитоплазма толщиной не более 2 мкм характеризуется таким же составом и соотношением органоидов, что и в дистальной части вагины. По мере приближения к проксимальному отрезку вагины количество подстилающих мышечных слоев уменьшается с 4 до 2.

Проксимальный отрезок вагинальной трубки покрыт редкими микротрихиями с плотностью 15 микротрихий на 1 мкм². Они конусовидного типа, их базальная часть — 0.3 мкм, а апикальная — не более 1 мкм. Эпителиальная стенка толщиной около 0.7 мкм имеет характерный для вагинального эпителия набор органоидов (рис. 1, Г).

Вагинальная полость, особенно в ее дистальном и среднем отделах, заполнена обильным везикулярным материалом, в ней также присутствуют множественные спирально закрученные мембранные профили (рис. 1, Д). Многочисленные крупные эпителиальные цитоны расположены на небольшом удалении от эпителиальной стенки по всему периметру вагинальной трубки (рис. 1, Е). Перинуклеарная цитоплазма цитонов содержит шероховатый эндоплазматический ретикулум, комплексы Гольджи и множественный везикулярный материал. В цитоплазме присутствуют многочисленные митохондрии и свободные рибосомы (рис. 1, З).

Эпителий терминальной части вагинальной трубки вблизи семяприемника утрачивает микротрихии, немногочисленные выросты покрывают данный отрезок вагины (рис. 1, Ж). Цитоплазма содержит редкие везикулы, доминируют свободные рибосомы. Данные о тонком строении семяприемника были приведены ранее, при описании яйцеформирующего комплекса протоков *D. olrikii* (Poddubnaya et al., 2005d).

Сумка цирруса

Сумка цирруса *D. olrikii* отграничена от окружающей паренхимы 4, 5 неплотно прилегающими мышечными слоями, между отдельными волокнами которых можно наблюдать нервные, мышечные клетки и их отростки (рис. 2, В, см. вкл.). Инвагинированный циррус локализован в дистальной половине сумки цирруса, а в ее проксимальной половине расположен семяизвергательный канал (рис. 2, А). Проксимальный отрезок сумки снаружи окружен многочисленными предстательными цитонами, отростки и протоки которых концентрируются под семяизвергательным каналом (рис. 2, Б). Пространство в сумке цирруса вокруг семяизвергательного канала заполнено также большим количеством коротких, нерегулярно ориентированных мышечных волокон с модифицированными в виде длинных пластинчатых выростов участками миоплазмы (рис. 2, Г). Между мышечными и секреторными элементами локализованы многочисленные нервные отростки и нейроны (рис. 2, Б; 4, Е).

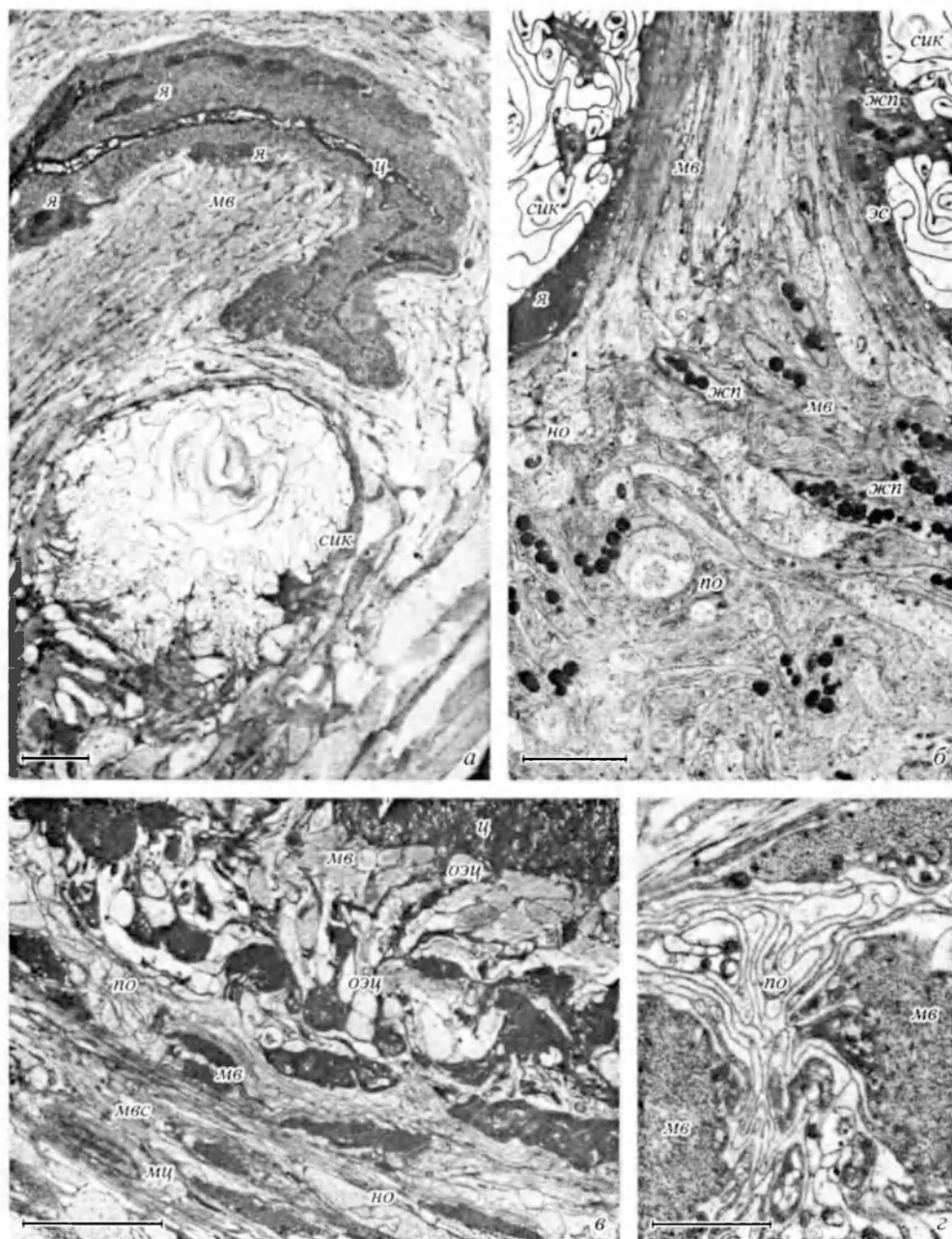


Рис. 2. Строение сумки цирруса *Diplocotyle olrikii*.

А — фрагмент сумки цирруса с отрезком инвагинированного цирруса и семяизвергательного канала, Б — пространство в сумке цирруса вокруг семяизвергательного канала, В — пространство в сумке цирруса под циррусом, Г — мышечные волокна с пластинчатыми миоплазматическими выростами. жп — железистые протоки, нп — нервные отростки, оэц — отростки погруженных эпителиальных цитонов, мвс — мышечные волокна стенки сумки цирруса, мц — мышечный цитон, ио — пластинчатые отростки, сик — семяизвергательный канал, ц — циррус, я — ядро. Масштабные линейки, мкм: А, В — 5; Б — 2; Г — 1. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 2. Ultrastructure of the cirrus sac of *Diplocotyle olrikii*.

Погруженные эпителиальные цитоны стенки цирруса и их множественные отростки, нервные элементы, а также нерегулярные мышечные волокна с меньшим числом пластинчатых выростов, но с множественными расширенными лакунарными отростками, являются доминирующими структурными элементами заполняющими дистальную часть сумки цирруса (рис. 2, *В*).

Семяизвергательный канал

Синцитиальная цитоплазма эпителиальной стенки содержит многочисленные веретеновидной формы ядра (рис. 2, *Б*; 3, *Б*, см. вкл.). Эпителиальная поверхность покрыта длинными тонкими ветвящимися ламеллярными выростами (рис. 2, *Б*; 3, *Б*). Канал подстлан тонким фибриллярным базальным слоем и 3 слоями из плотноупакованных мышечных волокон (рис. 3, *Б*).

Секрет предстательных желез

Стенка семяизвергательного канала пронизана многочисленными протоками одноклеточных предстательных желез; протоки в дальнейшем выступают в просвет канала, где они окружены тонким слоем эпителиальной цитоплазмы с апикальными ламеллами (рис. 2, *Б*; 3, *Ж*, *З*). Подробная топография желез и тонкая структура клеток, отростков и протоков предстательных желез *D. olrikii* были описаны нами ранее (Давыдов и др., 1997). В предыдущей работе не было упомянуто о необычной морфологии секреторных гранул предстательных желез. Секреторные гранулы варьируют в размере от 0.3 до 0.9 мкм. Гранулы имеют отчетливую округлую электронно-плотную сердцевину, в основном одну, но в некоторых гранулах может быть 2 или 3 округлые электронно-плотные структуры (рис. 3, *Г*, *Д*). Сердцевина окружена матриксом меньшей плотности, который может иметь округлую, как и сердцевина, форму, но нередко можно наблюдать и неправильные выросты этого матрикса (рис. 3, *Г*, *Д*). Гранулы формируются в перинуклеарной цитоплазме предстательных цитонов с участием эндоплазматической сети и комплексов Гольджи (рис. 3, *В—Е*). Причем следует заметить, что формирующиеся мелкие гранулы, локализованные рядом с диктиосомами, все без исключения, имеют плотную сердцевину и менее плотный тонкий ободок вокруг (рис. 3, *Г—Е*).

В одних секреторных протоках перед выходом секрета в полость канала плотные структуры секреторных гранул объединены менее плотным матриксом в единый конгломерат (рис. 3, *З*). В других секреторные гранулы сохраняют обособленность, при этом в протоках встречаются гранулы разных размеров, а также присутствуют округлые везикулы (рис. 3, *Ж*). Секреторные продукты скапливаются в полости семяизвергательного канала, при этом в секреторной массе можно выделить и конгломераты гранул, и обособленные гранулы с плотной сердцевиной и светлым ободком, и везикулярный материал (рис. 3, *А*). Все перечисленные компоненты секреторной массы сохраняются и в полости цирруса (рис. 4, *Г*, см. вкл.).

Циррус

Синцитиальный эпителий семяизвергательного канала при переходе в выстилку цирруса теряет апикальные ламеллы, которые заменяются бордюром конусовидных микротрихий. Базальная часть последних составляет в среднем 0.5 мкм, а апикальная — 1.2 мкм. Плотность микротрихий на 1 мкм² достигает 45 (рис. 4, *Б*). Эпителиальная стенка цирруса содержит ядра не только в толще эпителиальной цитоплазмы (рис. 2, *А*; 4, *В*), но и в

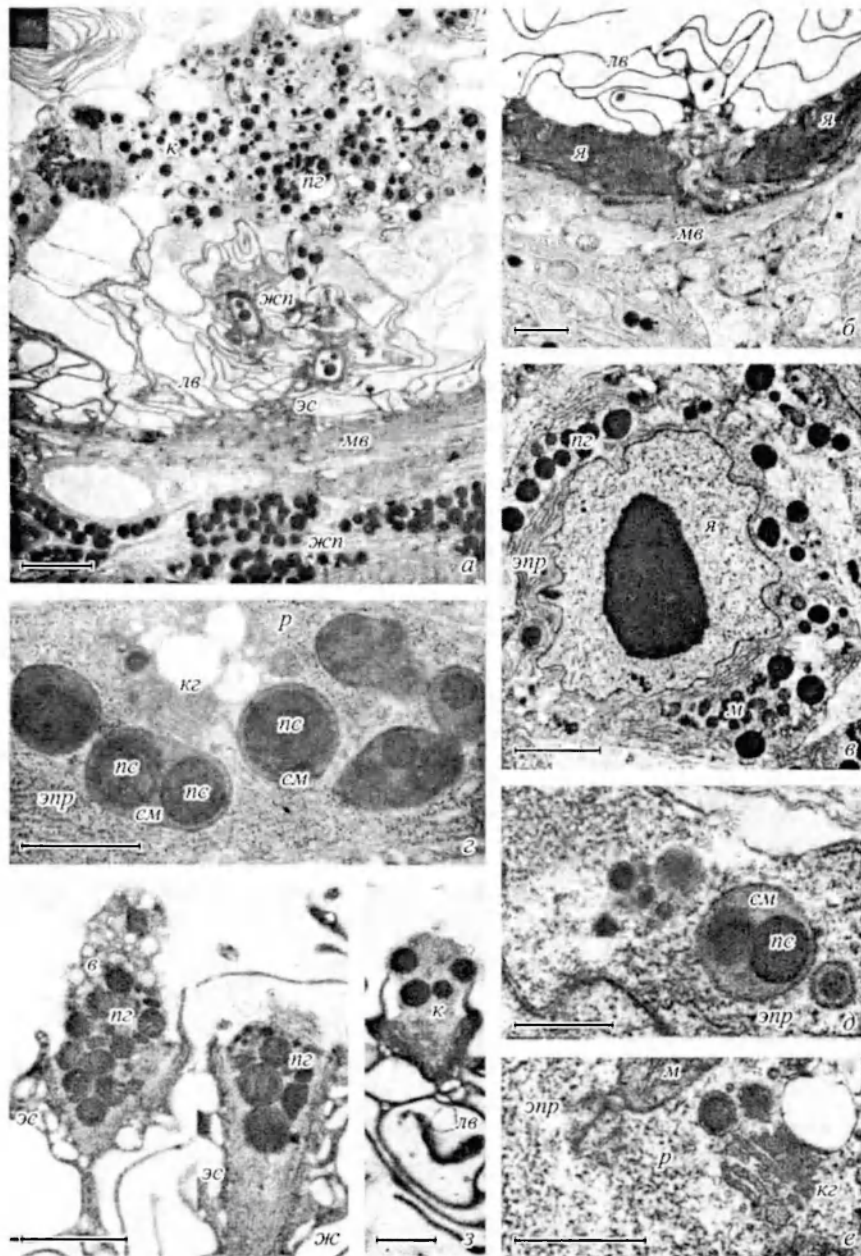


Рис. 3. Ультраструктура семяизвергательного канала и предстательных желез у *Diplocotyle olrikii*.

А — участок семяизвергательного канала со скоплением предстательного секрета в полости канала, Б — эпителиальная стенка семяизвергательного канала с ядерными телами в толще синцитиальной цитоплазмы, В — предстательный цитон с органоидами в перинуклеарной цитоплазме, Г, Д, Е — морфология предстательных гранул и их формирование, Ж — секреторные протоки с отдельными секреторными гранулами в полости семяизвергательного канала, З — секреторный проток со слившимися гранулами. к — конгломерат, пс — предстательные гранулы, лс — плотная сердцевина секреторных гранул, см — светлый матрикс секреторных гранул. Масштабные линейки, мкм: А, В — 2; Б, Ж — 1; Г—Е, З — 0.5. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2.

Fig. 3. Fine morphology of the ejaculatory duct and the prostate glands in *Diplocotyle olrikii*.

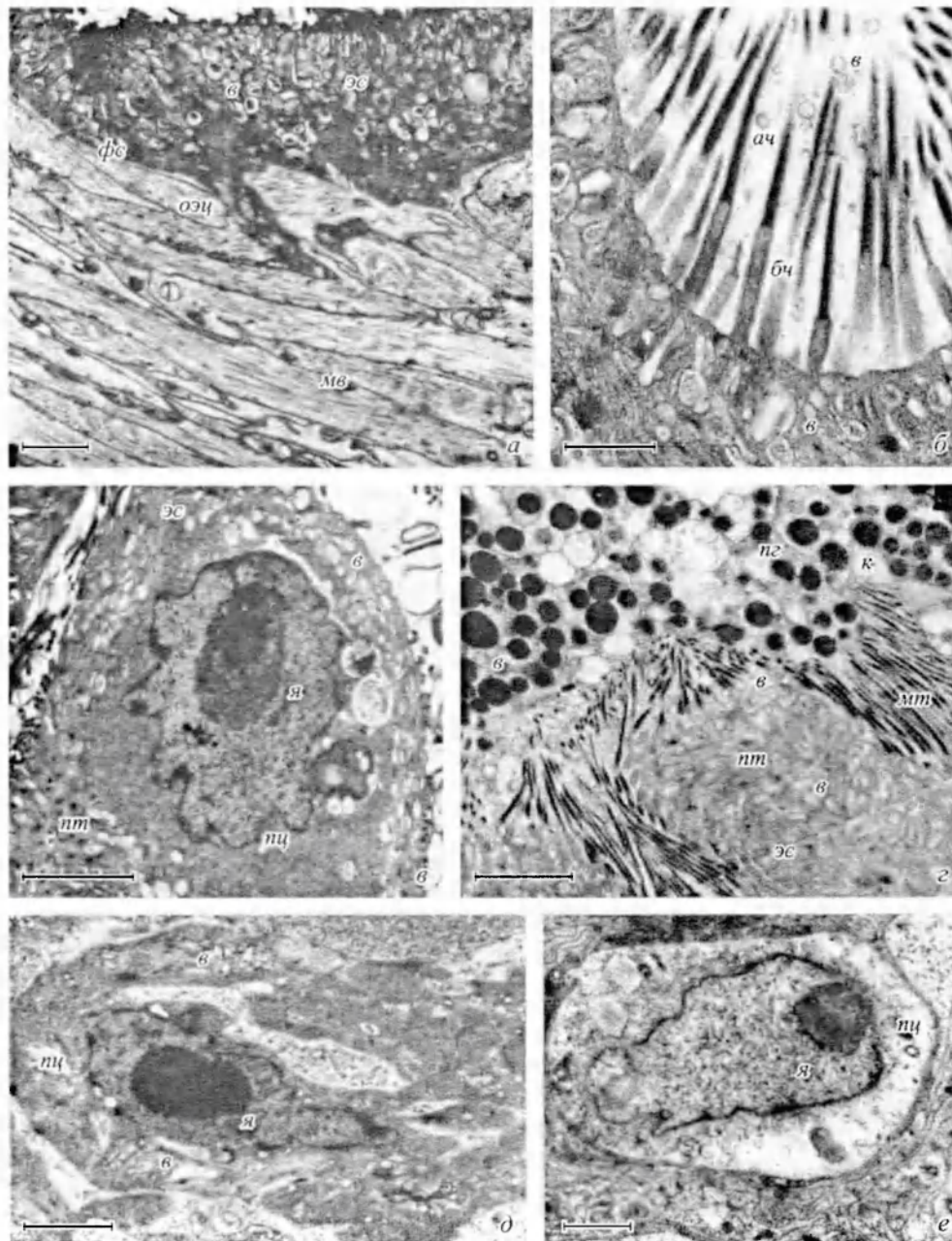


Рис. 4. Ультраструктура цирруса *Diplocotyle olrikii*.

A — стенка цирруса с подстилающими мышечными слоями, *B* — апикальные микротрихии стенки цирруса, *В* — ядерное тело в толще эпителиальной стенки, *Г* — полость цирруса с предстательным секретом, *Д* — погруженный эпителиальный цитон цирруса, *Е* — нервная клетка в сумке цирруса, *пц* — перинуклеарная цитоплазма. Масштабные линейки, мкм: *A, B—E* — 1; *Б* — 0.5. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—3.

Fig. 4. Ultrastructure of the cirrus of *Diplocotyle olrikii*.

многочисленных погруженных эпителиальных цитонах локализованных вокруг стенки цирруса под мышечными слоями (рис. 4, Д). Из включений в цитоплазматической пластинке доминируют электронносветлые везикулы, в меньшем количестве обнаруживаются электронно-плотные тельца (рис. 4, А—В). Перинуклеарная цитоплазма вокруг крупных ядер, локализованных непосредственно в синцитиальной цитоплазме, заполнена рибосомами (рис. 4, В). Погруженные эпителиальные клеточные тела с крупным ядром имеют разветвленные цитоплазматические отростки, цитоплазма которых содержит многочисленные электронносветлые везикулы, а также плотные тельца, которые поступают в синцитиальную пластинку по цитоплазматическим отросткам (рис. 2, В; 4, А, Д). Мускулатура стенки цирруса включает до 10 плотноупакованных мышечных слоев (рис. 2, А, В; 4, А).

ОБСУЖДЕНИЕ

Если для большинства представителей ленточных червей характерно присутствие общего циррус-вагинального атриума, то виды отряда Spathebothriidea имеют изолированное отверстие цирруса и либо общий утеро-вагинальный атриум, либо изолированные вагинальное и маточное отверстия (Gibson, 1994; Протасова, Ройтман, 1997). У *Diplocotyle olrikii* все половые отверстия находятся на вентральной поверхности стробилы, включая отверстия цирруса и вагины. Короткий дистальный отрезок вагины, непосредственно за вагинальным отверстием, покрыт микротрихиями филаментозного типа, которые сходны с микротрихиями покровов этого вид цестод.

Тонкое строение протоков циррус-вагинального комплекса двух спатеботриидных цестод — взрослого *Cyathocephalus truncatus* (Poddubnaya et al., 2005a) и прогенетического *D. olrikii* — обнаруживает как элементы сходства, так и элементы морфологических модификаций.

Локализация простатических желез спатеботриидных цестод вне сумки цирруса, отростки которых пронизывают стенку сумки цирруса, а их протоки открываются в семяизвергательный канал сумки цирруса, является характерной особенностью представителей отряда Spathebothriidea. Имеются примеры локализации предстательных цитонов вне сумки цирруса цестод, но при этом их железистые протоки открываются во внебурсальный участок семяпровода (Jones, 1994; Поддубная, 2003a). Наличие простатических желез в сумке цирруса с открывающимися в семяизвергательный канал протоками наиболее типично для паразитических плоских червей (Threadgold, 1975; Gupta et al., 1983; Корнев, Давыдов, 2001; Поддубная, 2002). Простатические железы трематод (Threadgold, 1975; Gupta et al., 1983; Подвязная, 1999), моногеней (Halton, Hardcastle, 1977) и цестод (Jones, 1994; Давыдов и др., 1997; Поддубная, 2002; Poddubnaya et al., 2005a) представлены подобно железам Мелиса специализированными одноклеточными железами. Терминальные участки их протоков по периферии укреплены микротрубочками и пронизывают стенку мужских половых протоков. Упоминание в литературе о простатических железах с иными морфологическими характеристиками вызывает сомнение в правильности идентификации описанных структур как «простатических желез» (см.: Давыдов, Корнева, 2002). Следует отметить, что среди рассмотренных ранее представителей класса ленточных червей наиболее развитые предстательные железы выявлены у спатеботриидных цестод (Давыдов и др., 1997; Poddubnaya et al., 2005a) и *Diphyllbothrium latum* (Поддубная, 2002).

Простатические секреторные гранулы *D. olrikii* с округлой электронно-плотной сердцевинкой, окруженной менее плотным матриксом, являются морфологической характеристикой простатического секрета спатеботриидных цестод. Как показали наши исследования, гранулы могут сливаться в терминальной части протоков путем объединения их наружного светлого матрикса в единый конгломерат. Подобная картина объединения гранул выявлена была ранее у диксенного спатеботриидного вида *Cyathocephalus truncatus* (Poddubnaya et al., 2005a). Скопление секрета простатических желез, обволакивающего спермии, в просвете семяизвергательного канала и цирруса неоднократно наблюдалась при изучении двух видов спатеботриидных цестод. Существует много предположений о функциональной роли этого секрета. Вероятно, разнообразие секреторных гранул, обусловленное, без сомнения, их различной химической природой, отражает разнообразие присущих им функций у разных видов. Так, предстательные секреторные гранулы, близкие по морфологии таковым у спатеботриидных представителей, были отмечены ранее у моногенеи *Declidophora merlangi* (Halton, Hardcastle, 1977). Простатические железы этого вида ацидофильны, PAS положительны и также содержат протеин (Halton, Hardcastle, 1977). У трематоды *Fasciola hepatica* гранулярный секрет простатических желез имеет иное строение, а в его состав не входит протеин (Threadgold, 1975). Существует много предположений о функциональной роли секрета предстательных желез. Это и стимуляция сперматозоидов, и активация вагины при копуляции (Threadgold, 1975; Halton, Hardcastle, 1977), и дополнительный энергетический ресурс для сперматозоидов (Threadgold, 1975), и защитная функция (Поддубная, 2002). Несмотря на предполагаемую функциональную значимость секрета, одни виды ленточных червей имеют хорошо развитые предстательные железы, у других их либо нет, либо они представлены единичными клетками. Возможно, что разная степень развития предстательных желез обусловлена конкретными условиями, в которых осуществляется копуляция у того или иного вида. Мы можем предположить, что наличие развитых предстательных желез у спатеботриидных цестод вызвано разделением отверстий цирруса и вагины. Предстательный секрет в этом случае может играть защитную или цементирующую роль для спермы во время такой копуляции. Не исключено, что подобная причина обусловила развитие предстательных желез и у *D. latum* — вида с доминирующим перекрестным оплодотворением (Десямуре и др., 1985).

Обращает на себя внимание присутствие однотипных секреторных телец в эпителиальных выстилках цирруса и вагины у каждого конкретного вида спатеботриидных цестод. Так, несмотря на общее сходство строения цирруса и вагины у диксенного и моноксенного видов спатеботриидных цестод, в цитоплазме синцитиальной пластинки цирруса и вагины прогенетического вида *D. olrikii* доминирует везикулярный материал, тогда как у *C. truncatus* в выстилке указанных протоков преобладают электронно-плотные тельца (Poddubnaya et al., 2005a). Подобное различие в типе секреторного материала в эпителиальных стенках цирруса и вагины разных видов может быть обусловлено различной средой обитания паразитов, в которой осуществляется копуляция: у моноксенного вида — в полости тела беспозвоночного хозяина (гаммарид), у диксенного вида — в пилорических отростках кишечника позвоночного хозяина (сигах). Однако связывать подобные различия только с местом поселения червей в хозяине (полость тела или кишечник) вряд ли возможно. Так, сходство секреторного материала с доминированием в стенках цирруса и вагины электронно-плотных телец было отмечено

ранее и у прогенетической кариофиллидной цестоды *Archigetes sieboldi* — паразита полости тела олигохет (Поддубная, 2003б). В то же время у псевдофиллидной цестоды *Eubothrium rugosum*, паразита кишечника налима, эпителиальные стенки цирруса и вагины заполнены везикулярным содержимым (Поддубная, 2003а).

У исследованных спатеботриидных видов цестод отмечено различие в количестве мышечных слоев в стенке цирруса и слоев, формирующих стенку сумки цирруса. Если у взрослых *C. truncatus* стенка сумки цирруса образована 15—20 плотно прилегающими друг к другу мышечными слоями (Poddubnaya et al., 2005a), то стенка сумки цирруса прогенетического *D. olrikii* включает только 4—5 неплотных мышечных слоев. Противоположная картина наблюдается со степенью развития мускулатуры стенки цирруса у исследованных спатеботриидных видов. У прогенетического вида собственная мускулатура цирруса образована 10 плотно упакованными мышечными слоями, а у *C. truncatus* их только 4. Следовательно, во время копуляции у *C. truncatus* существенна роль мышечной активности стенки сумки цирруса, а у *D. olrikii* развитая мускулатура цирруса компенсирует слабую мышечную активность стенки сумки цирруса. Стенка сумки цирруса у тетрафиллид (Beveridge, Smith, 1985), кариофиллид (Давыдов и др., 1994; Поддубная, 2003б), псевдофиллид (Поддубная, 2002, 2003а; Корнева, 2002) и протеоцефалид (Корнева, Давыдов, 2001), как и у спатеботриид, включает определенное для каждого вида количество мышечных слоев, отграничивающих сумку цирруса от окружающей паренхимы. Отсутствие специализированных пограничных структур в сумке цирруса у спатеботриидных цестод, тетрафиллид, кариофиллид, псевдофиллид и протеоцефалид свидетельствует в пользу признания базальных позиций спатеботриидных цестод на филогенетическом древе *Cestoda sensu lato*. Следует отметить неверное толкование строения стенки сумки цирруса *D. olrikii*, используемое Давыдовым и Корневой (2002) при обсуждении морфологических рядов, демонстрирующих изменения сумки цирруса цестод.

Выявлена уникальная структура стенки цирруса прогенетического вида *D. olrikii*. Покровы цирруса содержат ядра как непосредственно в синцитиальной пластинке, так и в многочисленных погруженных цитонах, расположенных под мышечными слоями в толще сумки цирруса, вокруг протока. Наличие ядер в толще цитоплазмы эпителиальной стенки проксимального и медиального отрезков цирруса было выявлено ранее у *D. latum*, в то время как дистальный отрезок цирруса этого вида имеет лишь погруженные цитоны (Поддубная, 2002). Циррусы *Caryophyllaeus laticeps* (Давыдов и др., 1994) и трех исследованных протеоцефалидных цестод (Корнева, Давыдов, 2001) имеют только погруженные цитоны. Строение эпителиальной стенки цирруса *D. olrikii* с двумя типами локализации ядер является либо следствием незавершенной дифференцировки цирруса у прогенетического спатеботриидного вида, либо представляет собой плезиоморфный признак строения эпителиальных стенок половых протоков цестод, что согласуется и со схемой последовательных этапов дифференцировки половых протоков ленточных червей, предлагаемой Давыдовым и Колесниковой (1992).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-48250) и гранта Фонда памяти Б. И. Купермана.

Список литературы

- Гуляев В. Д. Гетеротопии копулятивного аппарата в филогенезе псевдофиллидол-морфных ленточных червей (Eucestoda) // Проблемы цестодологии. 2002. Т. 2. С. 83—93.
- Давыдов В. Г., Колесникова Г. А. Дифференцировка протоков половой системы *Caryophyllaeus laticeps* (Cestoda, Caryophyllidae) // Биология внутренних вод. 1992. № 94. С. 55—61.
- Давыдов В. Г., Корнева Ж. В. Строение копулятивного аппарата *Sobolevicanthus gracilis* (Cestoda: Cyclophyllidae) // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 3. С. 224—230.
- Давыдов В. Г., Поддубная Л. Г., Колесникова Г. А. Ультраструктура протоков половой системы *Caryophyllaeus laticeps* // Паразитология. 1994. Т. 28, вып. 6. С. 501—509.
- Давыдов В. Г., Поддубная Л. Г., Куперман Б. И. Ультраструктура некоторых систем органов *Diplocotyle olrikii* (Cestoda: Cyathocephalata) в связи с особенностями его жизненного цикла // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 2. С. 132—141.
- Десямура С. Л., Скрябин А. С., Сердюков А. М. Дифиллоботрииды — ленточные гельминты человека, млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1985. 200 с.
- Дубинина М. Н. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука, 1987. Т. 3, ч. 2. С. 49—52.
- Корнева Ж. В., Давыдов В. Г. Ультраструктура мужской половой системы у трех про-теоцефалидных цестод // Зоол. журн. 2001. Т. 80, № 8. С. 921—928.
- Корнева Ж. В. Ультраструктурная организация репродуктивной системы *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda: Pseudophyllidae) // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 12. С. 1432—1438.
- Подвязная И. М. Особенности строения мужской половой системы трематод рода *Prosthodendrium* (Trematoda: Lecithodendriidae) // Паразитология. 1999. Т. 33, вып. 1. С. 7—12.
- Поддубная Л. Г. Ультраструктурная организация протоков мужской половой системы *Diphylobothrium latum* (Cestoda, Pseudophyllidae) // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 4. С. 394—405.
- Поддубная Л. Г. Строение половой системы амфикотилидной цестоды *Eubothrium rugosum* (Cestoda, Pseudophyllidae) в зависимости от условий обитания // Журн. эвол. биохим. физиол. 2003а. Т. 39, № 3. С. 271—280.
- Поддубная Л. Г. Ультраструктурная организация репродуктивных органов и протоков прогенетического вида *Archigetes sieboldi* (Cestoda, Caryophyllidae) // Зоол. журн. 2003б. Т. 82, № 9. С. 1038—1050.
- Протасова Е. Н., Ройтман В. А. Циатоцефалы — ленточные гельминты морских и пресноводных рыб (Cestoda: Pseudophyllidae: Cyathocephalata). В кн. «Основы цестодологии». Т. 12. М.: Ин-т паразитологии, 1955. 132 с.
- Beveridge I., Smith K. An ultrastructural study of the cirrus and vagina of *Phyllobothrium vagans* (Cestoda: Tetraphyllidae) // Zeitschrift für Parasitenkunde. 1985. Vol. 71. P. 609—616.
- Bruňanská M., Poddubnaya L. G., Dezfúli B. S. Vitellogenesis in two spathebothriidea cestodes // Parasitol. Res. 2005. Vol. 96. P. 390—397.
- Ehlers U. Phylogenetic relationships within the Platyhelminthes. In: S. Conway Morris, J. D. Georg, R. Gibson and H. M. Platt (eds). The Origins and relationships of Lower Invertebrates. 1985. Oxford University, Oxford. P. 143—158.
- Gibson D. I. Order Spathebothriidea Wardle et McLeod, 1952. In: L. F. Khalil, A. Jones and R. A. Bray (eds). Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates. CAB International, Wallingford, Oxon. 1994. P. 15—19.
- Graeber K., Storch V. Elektronenmikroskopische und morphometrische Untersuchungen am Integument von Cestoda and Trematoda (Plathelminthes). Zool. Anz. 1979. Bd 202. S. 331—347.
- Gupta B. C., Guraya S. S., Parshad V. B. Morphological and histochemical studies on prostate gland of developing and adult *Paramphistomum cervi* (Digenea: Paramphistomatidae) // Intern. Journ. Parasitol. 1983. Vol. 6. P. 219—228.
- Halton D. W., Hardcastle A. Ultrastructure of the male accessory ducts and prostate gland of *Declidophora merlangi* (Monogenea) // Intern. Journ. Parasitol. 1977. Vol. 7. P. 393—401.

- Jones M. K. Ultrastructure of the male accessory glands and sperm ducts in *Cylindrotaenia hickmani* (Cestoda, Cyclophyllidae) // Acta Zool. 1994. Vol. 75, N 3. P. 269–275.
- Kodedová I., Doležel D., Broučková M., Jirků M., Hypša V., Lukeš J., Scholz T. On the phylogenetic positions of the Caryophyllidae, Pseudophyllidae and Proteocephaliidae (Eucestoda) inferred from 18S rRNA // Intern. Journ. Parasitol. 2000. Vol. 30. P. 1109–1113.
- Littlewood T. J., Cribb T. H., Olson P. D., Bray R. A. Platyhelminth phylogenetics — a key to understanding parasitism? // Belg. Journ. Zool. Vol. 131. P. 35–46.
- Mackiewicz J. S. Caryophyllidae (Cestoidea): molecules, morphology and evolution // Acta Parasitol. 2003. Vol. 48. P. 143–154.
- Mariaux J. A molecular phylogeny of the Eucestoda // Journ. Parasitol. 1998. Vol. 84. P. 114–124.
- Olson P. D., Caira J. N. Evolution of the major lineages of tapeworms (Platyhelminthes: Cestoidea) inferred from 18S ribosomal DNA and elongation factor-1 α // Journ. Parasitol. 1999. Vol. 85. P. 1134–1159.
- Olson P. D., Littlewood D. T. J., Bray R. A., Mariaux J. Interrelationships and evolution of the tapeworms (Platyhelminthes: Cestoda) // Molec. Phylog. Evol. 2001. Vol. 19. P. 443–467.
- Poddubnaya L. G., Mackiewicz J. S., Bruňanská M., Dezfuli B. S. Fine structure of the male reproductive ducts, vagina and seminal receptacle of *Cyathocephalus truncatus* (Cestoda: Spathebothriidae) // Folia Parasitol. 2005a. Vol. 52, N 3. P. 241–250.
- Poddubnaya L. G., Mackiewicz J. S., Bruňanská M., Scholz T. Fine structure of the female reproductive ducts of *Cyathocephalus truncatus* (Cestoda: Spathebothriidae), from salmonid fish // Folia Parasitol. 2005b. Vol. 52, N 4. P. 323–338.
- Poddubnaya L. G., Mackiewicz J. S., Bruňanská M., Scholz T. Ultrastructural studies on the reproductive system of progenetic *Diplocotyle olrikii* (Cestoda: Spathebothriidae): ovarian tissue // Acta Parasitol. 2005c. Vol. 50, N 3. P. 199–207.
- Poddubnaya L. G., Mackiewicz J. S., Świdorski Z., Bruňanská M., Scholz T. Fine structure of eggforming complex ducts, eggshell formation and supporting neuronal plexus in progenetic *Diplocotyle olrikii* (Cestoda, Spathebothriidae) // Acta Parasitol. 2005d. Vol. 50, N 4. P. 292–304.
- Threadgold L. T. Electron Microscope Studies of *Fasciola hepatica* III. Fine Structure of the Prostate Gland // Exper. Parasitol. 1975. Vol. 37. P. 117–124.
- Wardle R. A., McLeod J. A. The Zoology of Tapeworms. Minneapolis: University of Minnesota Press, 1952. 780 p.

FINE STRUCTURE OF THE CIRRUS SAC AND VAGINA OF PROGENETIC DIPLOCOTYLE OLRIKII (CESTODA: SPATHEBOTHRIIDEA)

L. G. Poddubnaya

Key words: Cestoda, Spathebothriidae, *Diplocotyle olrikii*, ultrastructure, cirrus sac, ejaculatory duct, prostate glands, cirrus, vagina.

SUMMARY

Ultrastructural characteristics of the cirrus sac and vagina of progenetic and monoxenic spathebothriidean tapeworm, *Diplocotyle olrikii* from the body cavity of *Gammarus oceanicus* are described. Five loosely arranged muscle layers make up the cirrus sac wall. The nucleated syncytial cytoplasm of the ejaculatory duct's wall has apical lamellae and 3 well-developed muscular layers under epithelium. Numerous prostate ducts pass through syncytial epithelium of it. The numerous prostate glands are localized around cirrus sac. Unique morphology of the prostate granules with an electron-dense core surrounded by a matrix of lower density is revealed for the spathebothriidean tapeworms. The epithelial lining of the cirrus in *D. olrikii* is nucleated and also is connected to subsurface sunken perikarya. The

apical surface of the cirrus is covered with small cone-shaped microtriches. Well-developed 10 closely arranged muscle layers support the cirrus. Three regions of the vagina are distinguished. The distal part of vagina has filamentous microthrix type on the surface similar to tegumental one, as well as middle and proximal regions are covered with small cone-shaped microtriches, reducing in their number to proximal part. Anucleate epithelial lining of vagina is connected to numerous sunken parikarya. The cirrus and vagina epithelial lining has numerous vesicles. A comparison is made of the fine structure of the cirrus sac and vagina of monoxenic and dixenic spathebothriidean species. Ultrastructural data on the cirrus sac and vagina of the Spathebothriidea are compared with those for monozoic and polyzoic cestodes. The ultrastructural spathebothriidean features are discussed.